

CONTRIBUTION À LA CONNAISSANCE DU PHYTOPLANCTON DE LA MOSELLE (FRANCE)

J.-P. DESCY et C. WILLEMS

Unité d'Ecologie des Eaux Douces - FUNDP,
rue de Bruxelles 61, B-5000 Namur.

RÉSUMÉ - Un échantillonnage du phytoplancton de la Moselle (France) a été réalisé en une station située près de la frontière franco-allemande, de fin 1985 à fin 1986. La composition quantitative du phytoplancton a été examinée: il est principalement formé de Chlorococcales et de diatomées, avec une dominance des Centrophycidées appartenant aux genres *Skeletonema* Grev., *Thalassiosira* Cleve, *Stephanodiscus* Ehr., *Cyclostephanos* Round et *Cyclotella* Kütz. Les principaux taxons de diatomées centriques sont passés en revue, avec quelques commentaires sur leur distribution dans d'autres milieux aquatiques.

ABSTRACT - Phytoplankton samples of the river Moselle (France) have been collected at a site located near the border between France and Germany, from the end of 1985 to the end of 1986. The quantitative composition of the phytoplankton has been determined: it is mainly composed of Chlorococcales and diatoms, and is dominated by Centrophycidae belonging to the genera *Skeletonema* Grev., *Thalassiosira* Cleve, *Stephanodiscus* Ehr., *Cyclostephanos* Round et *Cyclotella* Kütz. The various taxa of centric diatoms are reviewed, with some comments on their distribution in other water bodies.

MOTS CLÉS : Phytoplancton, taxonomie, diatomées centriques, *Skeletonema*, *Thalassiosira*, *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos*, *Cyclotella*, Moselle, France.

INTRODUCTION

De nombreuses études algologiques ont été réalisées dans le bassin Rhin-Meuse, en particulier dans la Meuse, la Meurthe, la Moselle et certains de ses affluents. Ces études mettent notamment en évidence les particularités de la composition des eaux et de la flore algale de la Moselle, de deux de ses affluents, la Seille et la Meurthe, ainsi que de divers milieux aquatiques, dont des marais salés de Lorraine (Pierre, 1965, 1979). On relève entre autres, dans les listes floristiques, diverses diatomées marines ou d'eau saumâtre: *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs var. *tenella* (Bréb.) Hust., *Actinoptychus undulatus* (Bail.) Ralfs, *Coscinodiscus excentricus* Ehr., *Melosira nummuloides* Dillw., ... De plus, diverses Cyanophycées et Chlorophycées halophiles ou marines sont signalées dans les marais salés de la vallée de la Seille.

La présente contribution est centrée sur la Moselle et a pour objectif de mettre en évidence les particularités de son peuplement phytoplanctonique dans la partie aval de son cours français, principalement au niveau des diatomées centriques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Echantillonnage et examen du phytoplancton: dans le cadre d'une étude d'impact de la centrale nucléaire de Cattenom, confiée par EDF au laboratoire d'Écologie de l'Université de Metz, un échantillon d'eau a été prélevé tous les quinze jours (sauf pendant la période hivernale), d'octobre 1985 à octobre 1986. Le prélèvement a été réalisé au fil de l'eau, en surface, dans des bouteilles de 2l. On disposait ainsi de 17 échantillons répartis sur un cycle annuel, avec un suivi plus fréquent de mai à septembre 1986. La station de prélèvement était située à hauteur de la prise d'eau de la centrale de Cattenom, à Koenigsmacher.

Ces échantillons, fixés au Lugol *in situ*, ont été concentrés par décantations successives et ramenés à un volume final d'environ 10ml. Des préparations de ces suspensions concentrées ont été montées dans des cellules de Bürker pour identification et comptage des algues au microscope photonique. Les résultats sont exprimés en unités par ml: pour la majorité des taxons, qu'ils soient unicellulaires, coloniaux ou filamenteux, une unité correspond à une cellule, sauf pour les cellules de biovolume beaucoup plus faible que la moyenne courante (cas de beaucoup de Cyanophycées, voir Descy, 1987). L'identification des diatomées, en particulier des centriques, demande un examen complémentaire de chaque préparation après "grillage" ou traitement par un agent oxydant et montage dans un milieu adéquat (Naphrax). Cet examen permet l'estimation des proportions relatives des taxons des genres *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos*, *Thalassiosira* et *Coscinodiscus*, qui étaient rassemblés dans un même groupe lors de la première phase du comptage à la cellule de Bürker. Enfin, un certain nombre de taxons ne sont pas identifiables avec certitude en microscopie photonique. On a alors eu recours à des vérifications au microscope électronique à transmission (M.E.T., Philips EM 300), sur des préparations "nettoyées" à l' H_2O_2 et montées sur grilles de formvar. Ces examens ont permis notamment la distinction des taxons des *Stephanodiscus* du groupe *hantzschii* Grun. et l'identification précise des petites formes de *Cyclotella* et *Thalassiosira*.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Composition qualitative et quantitative globale.

L'examen de l'ensemble des récoltes réalisées dans la Moselle a fourni une liste de 239 taxons, principalement des Chlorophycées Chlorococcales (30,5% des taxons) et des diatomées (54,4% des taxons). Les autres groupes

(Cyanophycées, Euglénophycées et Pyrrophytes) sont peu diversifiés et quantitativement peu représentés.

Les Chlorococcales rencontrées dans la Moselle sont des taxons courants dans les eaux tempérées. On notera cependant la diversité du genre *Scenedesmus*, dont plus de 30 taxons ont été relevés. Quant aux diatomées strictement planctoniques, les centriques sont assez diversifiées, par rapport à la Meuse par exemple (Descy, 1987; Pierre, 1987). Une particularité floristique remarquable de la Moselle est la présence de *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle (syn. *Stephanodiscus subsalsus* (A. Cleve) Hust.), pouvant aisément être confondu avec une algue verte filamenteuse du genre *Ulothrix*.

La fig. 1 montre l'évolution de la densité (en milliers d'unités par ml) des principaux groupes algaux: on peut constater qu'un développement phytoplanktonique important ne s'observe, en 1986, que pendant la période estivale (juillet-août). La densité maximale atteint près de 40.000 unités par ml. Une caractéristique frappante du phytoplankton de la Moselle est la dominance marquée des diatomées tout au long de l'année. En effet, la densité relative moyenne de ces algues est de 85%: elles constituent notamment la fraction majeure du plancton estival, dans des conditions où l'on observe habituellement, dans le même type de milieu, une dominance des Chlorococcales.

PHYTOPLANCTON DE LA MOSELLE
- Koenigsmacher (1985 - 1986) -

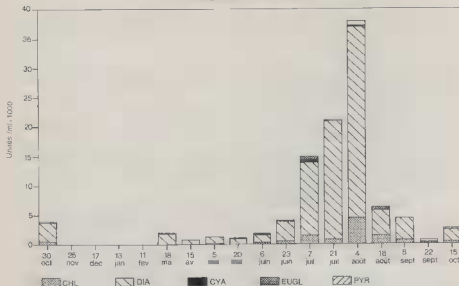


Fig. 1: Evolution de la composition quantitative globale du phytoplankton de la Moselle à Koenigsmacher, d'octobre 1985 à octobre 1986. CHL = Chlorophycées; DIA = Diatomées; CYA = Cyanophycées; EUGL = Euglénophycées; PYR = Pyrrophytes.

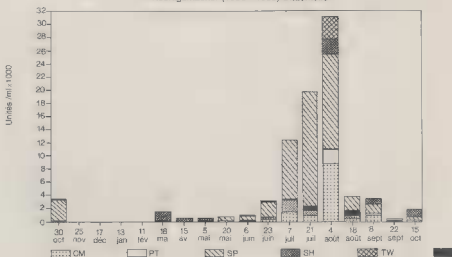
PHYTOPLANKTON DE LA MOSELLE
 - Koenigsmacher (1985 - 1986) Diatomées -


Fig. 2: Evolution de la densité des principales diatomées centriques dans la Moselle à Koenigsmacher, d'octobre 1985 à octobre 1986. CM = *Cyclotella meneghiniana*; PT = petites Thalassiosiracées; MA = *Melosira (Aulacosira) ambigua*; SP = *Skeletonema potamos*; SH = *Stephanodiscus* gr. *hantzschii*; TW = *Thalassiosira weissflogii*.

Ces diatomées planctoniques sont essentiellement des Centrophyciées typiques des milieux eutrophes. Si l'on se réfère à la fig. 2, on relève, dans l'ordre des densités moyennes décroissantes:

- *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle, forme filamenteuse très abondante de juin à septembre; il s'agirait donc d'une espèce à préférence estivale, comme *Cyclotella meneghiniana* Kütz.;

- les *Stephanodiscus* du groupe *hantzschii** Grun., plutôt caractéristiques des conditions printanières et automnales;

- les petites Thalassiosiracées, rassemblant *Cyclotella pseudostelligera* Hust., *C. atomus* Hust. et *Thalassiosira pseudonana* Hasle & Heimdal, qui semblent proliférer plutôt en été;

- enfin, d'autres Centrophyciées, comme *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) Fryxell & Hasle ou *Melosira (Aulacosira) ambigua* O. Müll.

Les diatomées pennées habituellement rencontrées dans le plancton des grandes rivières, comme *Asterionella formosa* Hassal, *Nitzschia acicularis* W.

* Ce groupe comprend plusieurs taxons difficilement distinguables dans les comptages de routine en microscopie photonique, à savoir *S. hantzschii* Grun. et fo. *tenuis* (Hust.) Håkansson et Stoermer, *S. (Cyclostephanos) invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson, *S. "parvus"* Stoermer et Håkansson.

Smith ou *N. fruticosa* Hust. sont éventuellement fréquentes dans la Moselle, mais quantitativement très peu représentées.

De même, on remarque le faible développement des espèces d'algues non siliceuses: seules quelques Chlorococcales (*Coelastrum microporum* Näg., *Scenedesmus acutus* Meyen, *S. intermedius* Chod., ...) ou Cryptophycées (*Chroomonas acuta* Utermöhl, *Cryptomonas* Ehr. div. sp.) atteignent des densités de quelques centaines de cellules par ml dans certains échantillons.

Commentaires sur les principales diatomées centriques

Thalassiosira Cleve

Deux espèces réputées euryhalines (Hasle & Heimal, 1970) se rencontrent fréquemment dans la Moselle:

- *T. weissflogii* (Grun.) G. Fryxell & Hasle: au point de vue morphologique (fig. 3, B), ce taxon semble présenter un nombre de processus renforcés centraux variable suivant l'habitat: d'après Kiss *et al.* (1984), ces processus seraient moins nombreux chez les formes d'eau douce (2-10) que chez les formes marines (10-28); au point de vue écologique, malgré son caractère euryhalin, *T. weissflogii* montre une fréquence plus élevée en eau douce: ainsi Belcher & Swale (1977, 1986) l'observent plus souvent en rivière qu'en milieu d'estuaire: ces auteurs signalaient toutefois que la tolérance des *Thalassiosira* pour la salinité leur permet de supplanter les *Stephanodiscus* à l'approche des estuaires; cette conclusion confirme celle de Germain (1981), qui signalait l'abondance de cette espèce dans la Maine, dont les eaux sont douces et alcalines; nous l'avons également rencontrée, comme l'espèce suivante d'ailleurs, dans le plancton de la Sambre et de la Meuse en Belgique, où les eaux sont bien minéralisées, alcalines et eutrophes (voir notamment Descy, 1987 et Descy & Empain, 1984).

- *T. pseudonana* Hasle et Heimdal: comme mentionné ci-dessus, *T. pseudonana* (fig. 3, A) est une espèce très répandue, euryhaline, ubiquiste et à tendance halophile plus accentuée que *T. weissflogii*: la majorité des localités d'origine de ses souches de cultures se situent en effet en zones côtières (Belcher & Swale, 1986): elle existe cependant aussi en abondance dans la Tisza et le cours hongrois du Danube (Kiss, 1984), où elle montre par ailleurs, comme dans nos récoltes, des degrés de silicification variés; son abondance dans les échantillons de la Moselle, par rapport à la Meuse, confirme bien que cette petite diatomée est favorisée par une salinité relativement élevée.

Cyclotella Kütz.

Parmi les *Cyclotella* rencontrés dans la Moselle, quelques espèces de petite taille ont été repérées en microscopie photonique et identifiées au M.E.T.:

- *C. pseudostelligera* Hust.: les valves de cette petite diatomée (fig. 4, A et B) présentent souvent un degré de silicification variable (Lowe, 1975; Haworth & Hurley, 1986), ce qui rend souvent délicate la distinction avec *T. pseudonana* en microscopie photonique: elle représente, dans le potamoplancton estival de la Meuse, une fraction majeure des petites

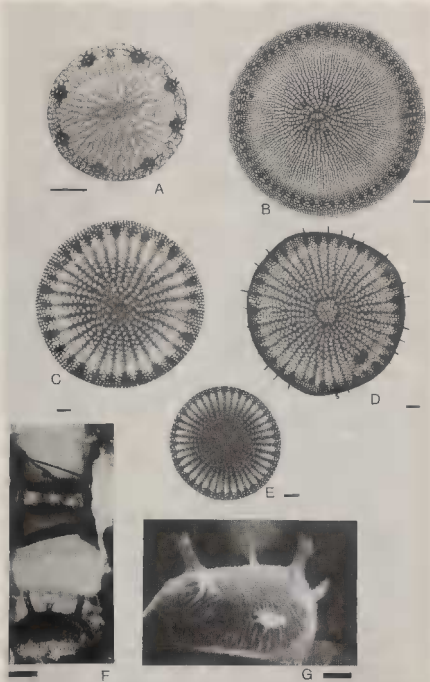


Fig. 3: Illustrations de quelques diatomées centriques de la Moselle (photos au M.E.T., trait d'échelle = 1 μ m). A: *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal; B: *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle; C: *Stephanodiscus hantzschii* Grun.; D: *S. hantzschii* fo. *tenuis* (Hust.) Håkansson et Stoermer; E: *Stephanodiscus* "parvus" Stoermer et Håkansson; F: *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle; G: id., au M.E.B., document de K.T. Kiss.

diatomées centriques; le degré d'eutrophisation avancé de la Meuse pourrait expliquer sa prolifération; cette remarque s'appuie notamment sur le commentaire de Germain (1981), qui considère que son expansion est liée à la pollution; le même auteur mentionne aussi la tolérance vis-à-vis de la salinité de *C. pseudostelligera*, qu'il a observé en Basse-Loire.

- *C. caspia* Grun. (fig. 4, C): cette espèce le plus souvent signalée en eaux marines et saumâtres (notamment du Japon, par Nagumo & Kobayasi, 1985) a fait l'objet d'une revue récente de Kiss *et al.* (1988), qui décrivent ses particularités morphologiques et la signalent dans divers milieux d'eau douce, notamment le Danube, la Vistule, la Loire,... Dans le bassin de la Moselle, nous l'avons rencontrée en particulier dans la Seille, dont la salinité est relativement élevée; cette forme de la Seille est semblable à celle de la Loire, illustrée dans Kiss *et al.* (1988); dans le bassin de la Meuse, sa présence est exceptionnelle (dans une récolte de périphyton de Lanaye, à proximité de la frontière belgo-hollandaise).

- *C. atomus* Hust. (fig. 4, D) a été notée dans les mêmes stations que *C. caspia*, bien qu'elle soit probablement plus répandue, d'après les observations en microscopie photonique, notamment dans le bassin de la Meuse. De même, *C. cryptica* Reimann, Lewin et Guillard, présente dans le Danube (Kiss, 1986, 1987) existe sans doute aussi dans la Moselle, mais ceci doit toujours, comme pour l'espèce précédente, être vérifié en microscopie électronique.

Cyclostephanos Round

- *C. dubius* (Fricke) Round (fig. 4, E) est, d'après Germain (1981), une espèce d'eaux douces plus ou moins polluées; sous le nom de *Stephanodiscus dubius*, elle est signalée du Danube, aussi bien dans les relevés anciens (e. g. Szemes, 1967) que dans les données plus récentes de Kiss (1986, 1987); elle fait manifestement partie du cortège de diatomées centriques qui ont été favorisées par l'eutrophisation croissante des grandes rivières (Kiss, 1986); elle se trouve également dans le plancton de la Volga (Kuzmin, 1979), toujours avec le même cortège de taxons, notamment divers *Stephanodiscus* et *Skeletonema potamos*; enfin, le matériel utilisé par Round (1982a) pour la description du genre provient d'Angleterre, de milieux lenticques et lotiques (rivière Avon). Dans le potamoplancton de la Meuse belge, *C. dubius* est fréquemment rencontré, mais jamais en abondance.

- *C. invisitatus* (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson, syn. *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (voir Thériot *et al.*, 1987) (fig. 4, F) est un taxon bien défini d'après les études de Lowe & Crang (1972), Kobayasi & Inoue (1985) et Kiss (1988); il s'agirait d'une espèce d'eaux eutrophes, présentant, dans le Danube, un optimum en été (Kiss, 1988); sans pouvoir encore préciser son extension effective dans le bassin Rhin-Meuse, nous l'avons rencontrée dans la Moselle, dans la Meuse et dans un affluent de cette dernière, la Sambre.

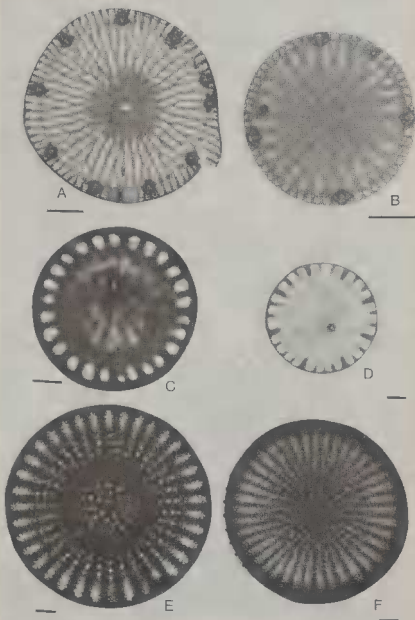


Fig. 4: Illustrations de quelques diatomées centriques de la Moselle (photos au M.E.T., trait d'échelle = 1 μ m). A, B: *Cyclotella pseudostelligera* Hust.; C: *Cyclotella caspia* Grun., D: *Cyclotella atomus* Hust.; E: *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round; F: *Cyclostephanos invisitatus* (Johann et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson.

Stephanodiscus Ehr.

Les *Stephanodiscus*, en particulier les taxons du "groupe *hantzschii*" sont souvent bien caractéristiques du plancton des grandes rivières eutrophisées, surtout au printemps et en automne. C'est le cas notamment dans la Meuse, où ces diatomées sont la plupart du temps responsables des fleurs d'eau les plus spectaculaires, pendant lesquelles la concentration en chlorophylle a peut atteindre 300 mg.m^{-3} (voir notamment Pierre, 1987). En se référant à la littérature abondante et malheureusement confuse, malgré les efforts méritoires de certains, concernant ces "petits *Stephanodiscus*" (Casper *et al.*, 1987; Genkal, 1978; Genkal & Kuzmin, 1978; Håkansson, 1981, 1986; Håkansson & Stoermer, 1984; Kiss, 1986, 1987, 1988; Kobayasi & Inoue, 1985; Kobayasi *et al.*, 1985 a et b; Kobayasi & Kobayashi, 1987; Round, 1981, 1982 b; Stoermer & Håkansson, 1984; Thériot, 1987) on peut reconnaître les taxons suivants dans la Moselle et dans la Meuse:

- *S. hantzschii* Grun. (fig. 3, C) et fo. *tenuis* (Hust.) Håkansson et Stoermer (fig. 3, D); ce sont typiquement des taxons des eaux eutrophisées (lacs et rivières), dominants à basse température (optimum entre 4 et 10°C), mais encore abondants à des températures plus élevées dans les milieux à forte charge en nutriments (Håkansson & Stoermer, 1984); certains auteurs mettent en évidence la variabilité morphologique de ces diatomées (Geissler, 1986; Thériot, 1987) et d'autres vont même jusqu'à mettre en doute l'identité taxonomique de la fo. *tenuis* (Casper *et al.*, 1987).

- *S. parvus* Stoermer et Håkansson (fig. 3, E); nous basant sur Genkal & Kuzmin (1978) et sur les illustrations de Kiss (1986), nous avons d'abord identifié cette forme comme *S. perforatus* Genkal et Kuzmin; elle correspond cependant bien à la description de *S. parvus* de Stoermer et Håkansson (1984), caractérisé par les pores bisériés à la périphérie de la valve, la présence d'un processus renforcé central et l'absence d'annulus; cependant, le statut de ce taxon a été remis en cause par Kobayasi *et al.* (1985 b), qui proposent de le considérer comme conspécifique de *S. minutulus* (Kütz.) Round, et établissent par ailleurs la synonymie avec *S. perforatus*. Kiss (1988) discute également de ce problème, en considérant que la description de Stoermer et Håkansson résulte d'une confusion et n'est pas valide. Ce taxon, que nous considérerons (provisoirement) comme *S. parvus* est fréquent dans la Meuse et la Moselle, en mélange avec *S. hantzschii*; en fonction de sa description récente (sans parler de son statut incertain), il n'existe guère de données écologiques fiables sur *S. parvus*.

Skeletonema Grev.

Skeletonema potamos (Weber) Hasle (fig. 3, F et G) est sans doute, avec les *Thalassiosira*, une des diatomées planctoniques les plus typiques et les plus abondantes de la Moselle. Ceci constitue une différence importante avec le plancton de la Meuse, dont *S. potamos* est virtuellement absent (un seul individu dans le périphyton du cours inférieur de la Meuse belge). Comme les *Thalassiosira pseudonana*, c'est une espèce euryhaline présente aussi bien en eaux saumâtres qu'en eaux douces, et dont la morphologie est d'ailleurs

influencée par le degré de salinité (Hasle & Evensen, 1975, sous le nom de *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Berthge; Hasle & Evensen, 1976). D'après ces auteurs, les localités de récolte certaines de l'espèce sont surtout de la Baltique (Archipel de Stockholm, Golfe de Finlande, ...) mais aussi de la Mer d'Azov, de la Mer Caspienne et d'un estuaire des environs de Bremen; ils citent également les récoltes de la Voïga (Kuzmin, 1979, sous le nom de *Stephanodiscus subtilis* (van Goor) A. Cleve, où elle semble profiter de l'eutrophisation, ainsi que sa présence probable dans des rivières d'Amérique du Nord, de même qu'au Lac Érié et au Lac Ontario. Comme dans la Volga, *S. potamos* se développe de façon optimale en été dans le Danube (Kiss, 1986); ce dernier auteur souligne encore que cette prolifération est un changement essentiel dans le plancton du Danube au cours des 20 à 25 dernières années: *S. potamos* était déjà en effet signalé par Szemes (1967), dans ses relevés de la période 1956-1963. En outre, quelques récoltes dans des rivières anglaises, dans une rivière allemande (un affluent de la Weser), ainsi que dans la Seine à Paris, sont signalées par Belcher & Swale (1978). Ajoutons encore que l'espèce est aussi présente dans le Neckar, autre affluent du Rhin, fortement pollué par des effluents domestiques et industriels (Pintér & Backhaus, 1984), ainsi que dans la rivière Rott (Bavière) et ses réservoirs (Chang & Steinberg, 1988) et enfin dans l'Ebre (Sabater & Klee, 1990).

Le principal facteur favorisant *S. potamos* dans la Moselle, par rapport aux diatomées centriques typiques des eaux eutrophes, semble bien être la salinité, relativement élevée pour une eau intérieure. En effet, si l'on compare, par exemple, la composition physico-chimique de l'eau de la Moselle avec celle de la Meuse (Descy & Empain, 1984; Descy, 1987), la différence essentielle est la minéralisation beaucoup plus élevée des eaux de la Moselle. La conductivité de celles-ci est de 2 à 3 fois plus forte, pour une alcalinité équivalente: ce sont les ions Ca^{++} , Mg^{++} , Na^+ et Cl^- qui en sont responsables. En particulier, la concentration moyenne en Cl^- de la Moselle atteint 300 mg.l^{-1} (à Koenigsmacher en 1985-1986), soit 5 à 20 fois plus que dans la Meuse.

CONCLUSIONS

Le phytoplancton de la Moselle se caractérise donc par une forte dominance des diatomées centriques tout au long de l'année, ce qui la distingue nettement de la Meuse et du Rhin (voir Backhaus & Kember, 1978 et Descy, 1987), qui prennent leur source dans la même entité géographique. De plus, un seul taxon, *Skeletonema potamos*, constitue à lui seul près de la moitié de la communauté algale. Cette diatomée filamenteuse semble proliférer dans les grands fleuves eutrophisés d'Europe occidentale et orientale, si l'on se réfère notamment aux données du Danube et de la Volga. L'espèce, également présente en eaux saumâtres, semble favorisée par la salinité relativement forte des eaux fluviales: c'est le cas dans la Moselle, mais aussi dans le Neckar (Backhaus & Kember, 1978; Pintér & Backhaus, 1984), où des rejets industriels influencent les concentrations en différents éléments majeurs, dont les chlorures, le calcium... Une attention particulière devrait être consacrée aux

conditions écologiques favorisant le développement de cette diatomée, ainsi que de celles qui prolifèrent dans les fleuves eutrophisés: *Stephanodiscus*, *Cyclotella* et *Thalassiosira* div. sp.

En effet, si la littérature consacrée à la systématique et à la morphologie des diatomées des eaux eutrophes est abondante, la pauvreté des informations sur leurs exigences écologiques précises est frappante. Ceci est dû, d'une part, au clivage et à la spécialisation des disciplines de l'algologie - les taxonomistes étant surtout préoccupés de morphologie et les écologistes et écophysologistes n'étant pas toujours très soucieux de l'identification précise de leur matériel - mais, d'autre part, tient aussi au statut variable et perpétuellement remis en question de taxons écologiquement importants. Un bel exemple est celui des *Stephanodiscus*, dont la systématique fluctuante rend caduque une bonne partie des observations écologiques et physiologiques qui ont précédé la redéfinition des taxons.

REMERCIEMENTS: diverses contributions ont permis la mise au point de cet article, mais nous tenons à remercier spécialement Michel Coste et K.T. Kiss, pour les nombreuses informations et références qu'ils nous ont fournies.

BIBLIOGRAPHIE

- BACKHAUS D. & KEMBALL A., 1978 - Gewässergüteverhältnisse und Phytoplanktonentwicklung im Hochrhein, Oberrhein und Neckar. *Arch. Hydrobiol.* 82 (1-4): 166-206.
- BELCHER J.H. & SWALE E.M.F., 1977 - Species of *Thalassiosira* (diatoms, Bacillariophyceae) in the plankton of English rivers. *Brit. Phycol. J.* 12: 291-297.
- BELCHER J.H. & SWALE E.M.F., 1978 - *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle and *Cyclotella atomus* Hustedt (Bacillariophyceae) in the plankton of rivers in England and France. *Brit. Phycol. J.* 13: 177-182.
- BELCHER J.H. & SWALE E.M.F., 1986 - Notes on some *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from the plankton of the lower Thames and other British estuaries (identified by transmission electron microscopy). *Brit. Phycol. J.* 21: 139-145.
- CASPER S.J., SCHEFFLER W., AUGSTEN K. & PESCHKE T., 1987 - Some observations on the *Stephanodiscus hantzschii*-group (Bacillariophyta) in waters of the G.D.R. I. *Stephanodiscus hantzschii* and *S. "tenuis"* in lakes Wentow, Tollense, Haussee, and Bautzen reservoir. *Arch. Protistenk.* 134: 17-34.
- CHANG T.-P. & STEINBERG C., 1988 - Seasonal changes in the diatom flora in a small reservoir with special reference to *Skeletonema potamos*. *Diatom Research* 3 (2): 191-201.
- DESCY J.P. & EMPAIN A., 1984 - 1. Meuse. In WHITTON B.A. (Ed.), *Ecology of European Rivers*, Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 1-23.
- DESCY J.P., 1987 - Phytoplankton composition and dynamics in the River Meuse (Belgium). *Arch. Hydrobiol. suppl.* 78, 2, *Algol. Stud.* 47: 225-245.
- GEISSLER U., 1986 - Experimental investigations of the variability of frustule characteristics of several freshwater diatoms. 2: the influence of different salt concentrations on some valve structures of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow. *Proc.*

- 8th Int. Diatom Symposium, Paris, RICARD M. (Ed.), Koeltz Scient. Public., Koenigstein: 59-66.
- GENKAL S.I., 1978 - Species nova e genere *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). *Nov. Sist. Nizn. Rast.* 15: 11-14.
- GENKAL S.I. & KUZMIN G.V., 1978 - Novye taksony roda *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). (New taxa of the genus *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). *Botanicheskij. Zhurnal* 63 (9): 1309-1312.
- GERMAIN H., 1981 - *Flore des diatomées. Diatomophycées. Eaux douces et saumâtres du Massif Armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale.* Coll. Faunes et flores actuelles". Paris, Boubée, 444 p.
- HÅKANSSON H., 1981 - *Stephanodiscus* Ehrenberg 1846, a revision of the species described by Ehrenberg. *Nova Hedwigia* 35: 117-150.
- HÅKANSSON H. & STOERMER E.F., 1984 - Observations on the type material of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow in Cleve & Grunow. *Nova Hedwigia* 34: 477-495.
- HÅKANSSON H., 1986 - A taxonomic reappraisal of some *Stephanodiscus* species. *Brit. Phycol. J.* 21: 25-37.
- HASLE G.R. & HEIMDAL B.R., 1970 - Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscope. In GERLOFF & CHOLNOKY (Eds): "*Diatomaceae II*", *Beth. Nova Hedwigia* 31: 559-580.
- HASLE G.R. & EVENSEN D.J., 1975 - Brackish-water and fresh-water species of the diatom genus *Skeletonema* Grev. I. *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge. *Phycologia* 14: 283-297.
- HASLE R. & EVENSEN D.L., 1976 - Brackish water and freshwater species of the diatom genus *Skeletonema*. II. *Skeletonema potamos* comb. nov. *J. Phycol.* 12: 73-82.
- HAWORTH E.Y. & HURLEY M.A., 1986 - Comparison of the stelligeroid taxa of the centric diatom genus *Cyclotella*. *Proc. 8th Int. Diatom Symposium, Paris*, RICARD M. (Ed.), Koeltz Scient. Publ., Koenigstein: 43-66.
- KISS K.T., 1984 - Occurrence of *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal (Bacillariophyceae) in some rivers of Hungary. *Acta Botanica Hungarica* 30 (3-4): 277-287.
- KISS K.T., KOVACS K. & DOBLER E., 1984 - The fine structure of *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) in the Danube and the Tisza rivers. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 67 (4), *Algol. Stud.* 47: 409-415.
- KISS K.T., 1986 - Species of the Thalassiosiraceae in the Budapest section of the Danube; comparison of samples collected in 1956-63 and 1979-83. *Proc. 8th Int. Diatom Symposium, Paris*, RICARD M. (Ed.), Koeltz Scient. Publ., Koenigstein: 23-31.
- KISS K.T., 1987 - Phytoplankton studies in the Szigetköz section of the Danube during 1981-1982. *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 78 (2), *Algol. Stud.* 47: 247-273.
- KISS K.T., 1988 - The morphology and taxonomy of *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (Bacillariophyceae). *Arch. Protistenk.* 135: 187-196.
- KISS K.T., COSTE M., LE COHU R. & NAUSCH M., 1988 - *Cyclotella caspia* (Bacillariophyceae) in some rivers and lakes in Europe (morphological observations). *Cryptogamie, Algol.* 9 (1): 27-42.
- KOBAYASI H. & INOUE H., 1985 - Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan I. *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hell. *Jap. J. Phycol.* 33: 149-154.

- KOBAYASI H., INOUE H. & KOBAYASHI H., 1985 a - Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan 2. *Stephanodiscus hantzschii* form. *tenuis* (Hust.) Håk. et Stoerm. *Jap. J. Phycol.* 33: 233-238.
- KOBAYASI H., KOBAYASHI H. & MASAHIKO I., 1985 b - Fine structure and taxonomy of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan 3. Co-occurrence of *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Round and *S. parvus* Stoerm. et Håk. *Jap. J. Phycol.* 33: 293-300.
- KOBAYASI H. & KOBAYASHI H., 1987 - Fine structure of the small and tiny *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae) species in Japan 5. *S. delicatus* Genkal and the characters useful in identifying five small species. *Jap. J. Phycol.* 35: 268-276.
- KUZMIN G.V., 1979 - Algae: A. Phytoplankton of the Volga. In MORDUKHAI-BOLTOVSKOÏ, Ph.D. (Ed.), *The River Volga. Monographiae Biologiae*. Junk, The Hague, pp. 137-169.
- LOWE R.L. & CRANG R.E., 1972 - The ultrastructure and morphological variability of the frustule of *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman. *J. Phycol.* 8: 256-259.
- LOWE R.L., 1975 - Comparative ultrastructure of the valves of some *Cyclotella* species (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 11: 415-424.
- NAGUMO T. & KOBAYASHI H., 1985 - Fine structure of three freshwater and brackish water species of the genus *Cyclotella* (Bacillariophyceae): *C. atomus*, *C. caspia* and *C. meduanae*. *Bull. Plankton Soc. Japan* 32 (2): 101-109.
- PIERRE J.-F., 1965 - Aperçus récents sur la recherche algologique en Lorraine. *Bull. Acad. Soc. Lorraine Sci.* 5 (3): 53-88.
- PIERRE J.-F., 1979 - Contributions récentes à la connaissance de la flore algale de Lorraine. *Soc. Hist. Nat. Moselle* 42: 209-226.
- PIERRE J.-F., 1987 - Flore algale et eutrophisation en Haute-Meuse. *Bull. Acad. Soc. Lorraine Sci.* 26 (3): 91-100.
- PINTÉR I. & BACKHAUS D., 1984 - 11. Neckar. In WHITTON B.A., *Ecology of European Rivers*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 317-344.
- ROUND F.E., 1981 - The diatom genus *Stephanodiscus*: an electron-microscopic view of the classical species. *Arch. Protistenk.* 124: 455-470.
- ROUND F.E., 1982 a - *Cyclostephanos* - a new genus within the Skeletonemaceae. *Arch. Protistenk.* 125: 323-329.
- ROUND F.E., 1982 b - Some forms of *Stephanodiscus* species. *Arch. Protistenk.* 125: 357-371.
- SABATER S. & KLEE R., 1990 - Observaciones sobre diatomeas centrales del fitoplancton del Rio Ebro, con especial interés en algunas pequeñas *Cyclotella*. *Diatom Research* 5 (1): 141-154.
- STOERMER E.F. & HÅKANSSON H., 1984 - *Stephanodiscus parvus*: validation of an enigmatic and widely misconstrued taxon. *Nova Hedwigia* 34: 497-511.
- SZEMES G., 1967 - Das Phytoplankton der Donau. In LIEPOLT R. (Ed.), *Limnologie der Donau*, Liefg. 3, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, pp. 158-179.
- THERIOT E., 1987 - Principal component analysis and taxonomic interpretation of environmentally related variation in silicification in *Stephanodiscus* (Bacillariophyceae). *Brit. Phycol. J.* 22: 359-373.

- THERIOT E., STOERMER E.F. & HÅKANSSON H., 1987 - Taxonomic interpretation of the rimoportula of freshwater genera in the centric diatom family Thalassiosiraceae. *Diatom Research*, 2 (2): 251-265.